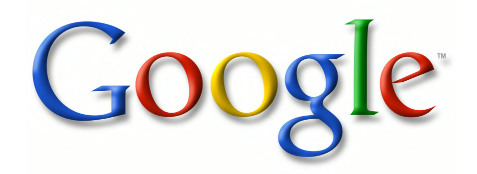
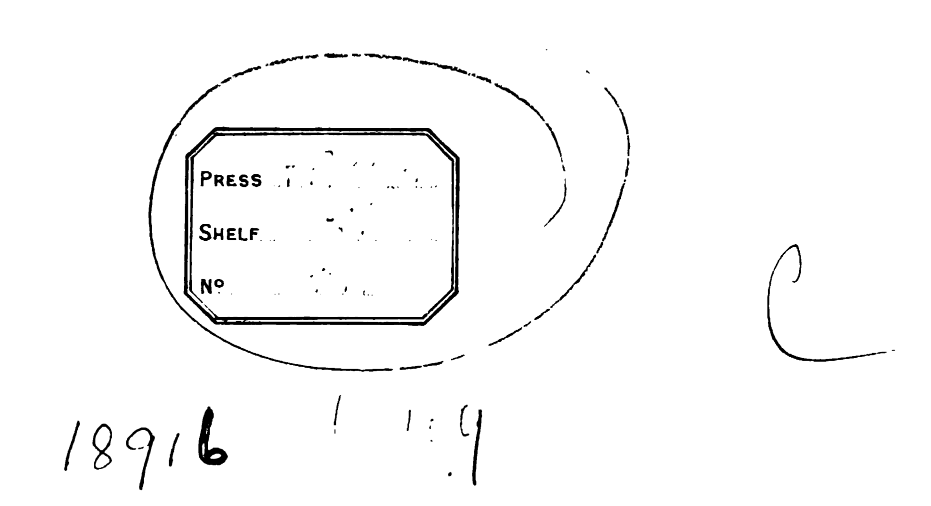



18916





PRESS
SHELF
Nº



ZU DER

FUNFZIGJÄHRIGEN DOCTOR-JUBELFEIER

DES HERRN

HERMANN NASSE

DOCTORS DER MEDICIN, ORDENTLICHEN ÖFFENTLICHEN PROFESSORS DER PHYSIOLOGIE, DIRECTORS DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES, KÖNIGLICH PREUSSISCHEN GEHEIMEN MEDICINALRATHES, RITTER DES KÖNIGLICH PREUSSISCHEN ROTHEN ADLERORDENS IV. CLASSE, VORSITZENDEN DER MEDICINISCHEN EXAMINATIONS-COMMISSION

BRINGT

IHRE HERZLICHSTEN GLÜCKWÜNSCHE DAR

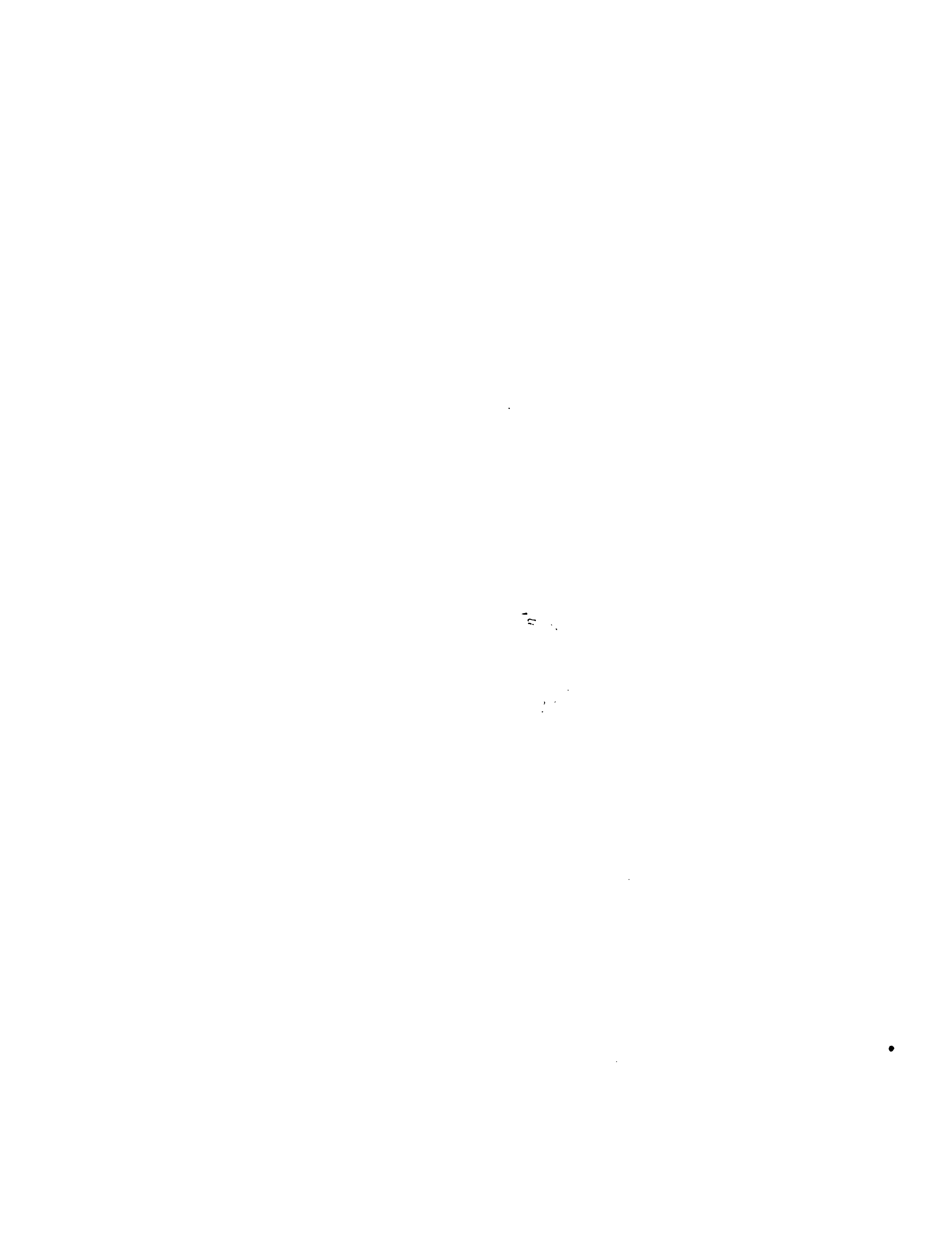
DIE

MEDICINISCHE FACULTÄT ZU MARBURG.

Inhalt. Abhandlung des Professor *Lieberkühn*: Ueber die Keimblätter der Säugethiere.

Mit einer Tafel.

MARBURG.
UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI (R. FRIEDRICH).
1879.



Hochverehrter Herr Jubilar!

Am heutigen Tage sind 50 Jahre verflossen, seit Sie zu Bonn die medicinische Doctorwürde erworben haben. Acht Jahre später wurden Sie für unsere Universität gewonnen und sind seitdem unausgesetzt an derselben thätig gewesen. Mit hingebender Treue haben Sie während dieser Zeit die Pflichten Ihres Berufes erfüllt und sind mit nie ermüdender Arbeitskraft als Lehrer im Institut und Hörsaal, als Vorsitzender der Prüfungscommission, als Rektor, als geschäftskundigster Dekan thätig gewesen.

Die Facultät dankt Ihnen für Alles, was Sie in ihrem Interesse gethan haben und übersendet Ihnen ihre herzlichsten Glückwünsche mit dem Ausdrucke ihrer Hochachtung und collegialen Gesinnung.

Marburg, 1. August 1879.

Dohrn,
d. Z. Dekan.



ÜBER DIE

KEIMBLÄTTER DER SÄUGETHIERE.

VON

N. LIEBERKÜHN.

MIT EINER TAFEL.

ÜBER DIE

KEIMBLÄTTER DER SÄUGETHIERE.

VON

N. LIEBERKÜHN.

MIT EINER TAFEL.

Rauber hat gefunden, dass das Ektoderm bei 1,25 mm. grossen Keimblasen der Kaninchen aus zwei Schichten besteht, nämlich aus der bisher bekannten und aus einer besonderen Deckschicht von platten, weit von einander abstehenden Zellen; an Eiern von 6 mm. sah er diese Lage nicht mehr. Er vergleicht sie mit der äusseren Ektodermschicht der niederen Wirbelthiere. Kölliker bestätigt diese Beobachtung, findet auch ihre Deutung nicht ungerechtfertigt und ich stimme ihm darin bei. Es ist nun aber die weitere Frage, wie sich dieser Zustand des Ektoderms aus dem voraufgehenden ein und desselben Thieres herleiten lässt und wie sich die nächstfolgenden Zustände verhalten. Diess bildet den Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen.

Es muss dazu bis auf die frühesten Entwicklungsstadien der Keimblase Bischoff's (Embryobläschen oder bläschenförmiger Embryo Reichert's, Gastrodiscus van Beneden's) zurückgegangen werden.

Entstehung der Keimblase.

Nach Ablauf der Furchung besitzt das Ei des Maulwurfs etwa den Durchmesser von 0,12 mm., die Zellen desselben sind unregelmässig gelagert, haben einen Durchmesser von etwa 0,01 bis 0,02 mm. und sind unbeständig in ihrer Form. Die Kerne werden durchweg durch Picrocarmin geröthet. Die Zellen sind so reich an Körnern, dass man die Kerne selbst kaum wahrnimmt. Ich fand in den letzten Stadien der Furchung die Zellen meist ohne wahrnehmbare Abgrenzungen.

In dem nächsten Stadium der Entwicklung sind die Eier von derselben Grösse, es hat sich aber eine Flüssigkeit in ihrer Mitte angesammelt, und zwar

in der Weise, dass dieselbe über den grössten Theil des Eies nur an eine einfache Lage von Zellen stösst und nur an einer kleinen Stelle von einer mehrfachen Schicht begränzt wird. Diese Stelle bezeichnet den Keimhügel oder Keimfleck und besteht aus einer Fortsetzung der einschichtigen Wand der Keimblase und dem sogenannten Rest der Dotterzellen, der ihr anhaftet (Figur 1). Die Dotterzellen besitzen dieselben Eigenschaften, wie sie bei anderen Säugern von Reichert, Bischoff, Hensen und anderen Forschern beschrieben sind. Wenn man die Eier in verdünntes Glycerin bringt, so lösen sich die Dotterzellen öfters vom Ektoderm los, so dass dieses als eine vollständige Blase erscheint, die mit der Zeit immer grösser und dünnwandiger wird, während die Flüssigkeit mehr und mehr zunimmt.

Es ist bemerkenswerth, dass die Eier des Maulwurfs an Grösse nicht zunehmen, wenn sich aus dem letzten Stadium der Furchung das der Keimblase entwickelt. Offenbar wird dadurch für die Ansammlung von Flüssigkeit Raum gewonnen, dass die zuvor kugeligen oder polyedrischen Zellen sich abplatten.

Man nahm bisher an, dass die Entwickelung nunmehr so vor sich geht, dass der Rest der Dotterzellen sich unterhalb des Ektoderms weiter ausbreitet und zum Entoderm wird, und dass ein einschichtiges Ektoderm und ein einschichtiges Entoderm den Abschluss des Vorganges, die Bildung der Keimscheibe, darstellten. Bischoff lässt es zweifelhaft, ob die Keimscheibe vom Dotterrest abstammt; Reichert leitet die wesentlichen Bestandtheile des Embryo von dem Dotterrest her und sieht das ihn überkleidende Stück des Ektoderm (der Umhüllungshaut) zweifelnd als Epidermis an. (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften. Berlin 1862).

Das Ektoderm der Keimscheibe ist bei verschiedenen Säugern niemals einschichtig.

Dass das Ektoderm der Keimscheibe bei Kaninchen später nur aus einer einfachen Schicht von Zellen besteht, lehren mit vollster Klarheit die

Durchschnitte, welche Hensen in Figur 18, 19 und 20 abbildet zu seiner Arbeit in der Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. I. S. 213 und Kölliker in seiner Entwicklungsgeschichte S. 225. Ich habe eine Reihe von Durchschnitten von Kaninchen-Eiern in demselben Zustand der Entwickelung untersucht und alles eben so gefunden, wie es diese Forscher darstellen; in den früheren Stadien sah ich Rauber's Deckschicht.

Ich habe aber bereits in den Sitzungsberichten der naturforschenden Gesellschaft in Marburg Nr. 5 1875 mitgetheilt, dass das Ektoderm der Keimblase des Maulwurfs in dem entsprechenden Zustande der Entwicklung dicker ist. Es bildet zwar nicht zwei oder drei regelrechte Schichten, aber die Zellen liegen doch mehrfach übereinander (vergleiche in Figur 3 das Ektoderm zu den Seiten des Primitivstreifens). Dasselbe gilt auch für das Ei des Hundes. Querschnitte der Keimscheibe eines Hunde-Eies von angeblich 10 Tagen zeigen ein erheblich dickeres Ektoderm, als die der Kaninchen, und zwar wird die Dicke nicht durch die Höhe der Zellen bewirkt, sondern dadurch, dass ihrer mehrere übereinander liegen (Figur 4). Der Durchmesser eines solchen Eies beträgt 1,5 mm., der der Keimscheibe 0,3 mm.

Der Dotterzellenrest betheiligt sich bei der Bildung des Ektoderm.

Eine Reihe von Durchschnitten durch den Keimhügel oder die Stelle des Dotterzellenrestes eines etwa 1 mm. im Durchmesser grossen Eies vom Maulwurf lehrt Folgendes: bei den Durchschnitten durch den Rand des Keimhügels, welcher eine linsenförmige Gestalt besitzt, liegen in der Mitte vier bis fünf Zellen übereinander, deren jede einen runden Kern mit einem Kernkörper besitzt (Fig. 5); nach den Rändern zu sind es drei oder zwei. Die Zellen liegen nicht in regelmässigen Schichten, sondern durcheinander, gränzen sich klar gegen einander ab und sind rundlich oder vieleckig, bieten keinerlei Unterschiede dar und enthalten ein äusserst feinkörniges Protoplasma. Am

Rand erscheinen sie etwas platter, bilden auf eine ganz kurze Strecke zwei, von einander getrennte Blätter, die dann sogleich in die einschichtige Wand der Keimblase, also in das Ektoderm, übergehen. Der nächste Schnitt (Fig. 6) besitzt in der Mitte eine schmale Höhle. Die Decke derselben, welche an die Zona (prochorion Hensen's) gränzt, besteht aus einer einfachen Lage von rundlichen Zellen von ungleicher Grösse, welche sich am Rande in die einfache Schicht platter Zellen des Ektoderm fortsetzen und andererseits mit dem Zellenlager des Bodens der Höhle zusammenhängen. Die Zellen des letzteren bilden zwei Schichten, die eine, welche die Höhle begränzt, ist dicker, zwei oder drei Zellen liegen über einander ohne Regelmässigkeit und biegen am Rande in das Decklager um. Gegen die Höhle der Keimblase hin, werden sie von einer einfachen Lage ähnlicher Zellen überkleidet, welche am Rand des Keimhügels alsbald in das Ektoderm der Blasenwand übergehen. Der nächstfolgende Schnitt (Fig. 7) unterscheidet sich von dem eben beschriebenen nur dadurch, dass das Zellenlager, welches den Boden der Höhle bildet, sich am Rand schärfer abgränzt. In dem folgenden (Fig. 8) ist die Höhle kleiner und wird in der Decke von zwei Zellschichten begränzt, von denen die eine in der Fortsetzung des Ektoderm liegt, die andere aber in die den Boden bildende Lage übergeht, so dass vier Zellschichten existiren, zwei in der Decke und zwei am Boden der Höhle; denn auch hier setzt sich die an die Flüssigkeit der Keimblase angränzende Schicht als eine besondere ab und geht ebenfalls am Rand in das Ektoderm über. An den folgenden Schnitten verschwindet die Höhle und alles verhält sich auch sonst wie bei dem zuerst beschriebenen.

Wenn man die eben beschriebenen Präparate ohne Rücksicht auf die früheren Entwicklungs-Zustände ansähe, so könnte man die Wand der Keimblase sich eben so gut in die unterste Schicht des Keimhügels fortsetzen lassen, d. h. in das Entoderm, wie auch in die oberflächlichste, nämlich in die erste Lage des Ektoderm (das primitive Ektoderm).

Auffallend ist jedenfalls die Höhle, welche die Mitte des Keimhügels einnimmt. Die beschriebene Reihe von Schnitten ist von einer Keimblase entnommen, welche frisch in Müller'sche Flüssigkeit gebracht wurde, dann

einige Tage in Alkohol lag, mit Carmin gefärbt und in Alkohol aufbewahrt war. Drei andere, welche eben so behandelt waren, zeigten dieselbe Höhle im Keimhügel und boten auch sonst dieselben Erscheinungen, wie die eben beschriebene. Einige andere Keimblasen des Maulwurfs wurden, um festzustellen, ob es sich um ein durch die Müller'sche Flüssigkeit entstandenes Kunstproduct handelte, in Picrinsäure gelegt und nach Balfour's Methode behandelt. Die Durchschnitte durch den 0,2 mm breiten Keimhügel zeigten aber wieder die Höhle, nur war dieselbe enger, der Zwischenraum zwischen Decke und Boden viel geringer und die Wand der Höhle glatter; die Abgränzung der an die Flüssigkeit der Keimblase stossenden Schicht ist schärfer; die Zellen derselben sind etwas platter; die Kerne springen mehr vor, und die ganze untere Zelllage gewährt schon das Aussehen des im nächsten Stadium stärker hervortretenden Entoderm; am Rand verlief es etwas weiter unter dem Ektoderm entlang, als bei den vorher beschriebenen Präparaten. (Figur 9).

Es ist mir nicht gelungen Durchschnitte durch frühere Zustände des Keimfleckes zu gewinnen. Derselbe ist dann so klein, dass er mit blossem Auge sich nicht mehr genau erkennen lässt; ich kann daher auch nichts Näheres über die Entstehung der Höhle angeben. Auch habe ich sie an frischen Eiern nicht gesehen; späterhin, wenn die definitiven beiden Blätter der Keimscheibe angelegt sind, ist sie auch an Durchschnitten verschwunden und stimmt darin zu einer Furchungshöhle.

Das primitive Ektoderm verschwindet als besondere Schicht im Bereich des Keimfleckes.

Nach vielen vergeblichen Versuchen wandte ich mich an die Keimblase des Hundes, da, wie oben erwähnt wurde, dieselbe bei diesem Thiere ebenfalls im Fruchthofe ein dickeres Ektoderm besitzt, als die vom Kaninchen und der Keimhügel oder Keimfleck mit blossem Auge wahrgenommen werden kann. Eier von angeblich 10 Tagen wurden in Müller'scher Flüssigkeit und Alkohol oder in Osmiumsäure gehärtet, mit Carmin gefärbt, wieder in Alkohol gebracht,

dann in Terpentin durchsichtig gemacht, einen Tag in eine gesättigte Lösung von Paraffin in Terpentin gelegt und in ein Gemenge von Paraffin und Talg eingeschmolzen. Der rundliche Keimfleck besass in diesem Zustande etwa dieselbe Grösse, wie der vorher beschriebene vom Maulwurf. Nach der bisher üblichen Auffassung hätte man vermuthen müssen, dass diese Keimblasen noch den Dotterzellenrest enthalten oder das Entoderm in seiner mehrschichtigen Anlage und ein einschichtiges Ektoderm; die bislang zumeist geübte Untersuchungsweise gab jedoch keinen Aufschluss über den wahren Sachverhalt. Der Durchschnitt, welchen Schaefer von der Keimscheibe einer Katze abbildet, gehört einer viel spätern Periode an; die Keimblase ist nämlich schon in ihrem ganzen Umfange zweiblättrig (Proceedings of the Royal Society No. 168, 1876). Da die Eier bei der Einlegung in Terpentin namentlich sehr unregelmässige Gestalten annahmen, so liess sich die Schnittrichtung nicht genau feststellen und misslang eine Anzahl von Präparaten. Die gelungenen lehrten Folgendes:

Der Durchmesser der Eier beträgt etwa 2 mm, der des Keimhügels 0,2 mm. Die Zellenlage, welche der Eihaut zugewandt ist, ist nicht mehr das einschichtige dünne Ektoderm aus dem ersten Stadium des Keimhügels, sondern besteht aus drei oder vier übereinander liegenden Zellen in der Mitte, aus einer oder zwei kugeligen Zellen am Rand, welche sich in die platten Zellen des Ektoderm der Blasenwand fortsetzen. Gegen die Höhle der Keimblase ist der Hügel von einer äusserst feinen Lage platter Zellen überkleidet, welche im Umfange desselben sich der Blasenwand anschliessen (vergl. die Figuren 10. 11). Das Verhältniss dieser beiden Zellarten zu einander wird noch klarer dargelegt durch ein Präparat, welches bei der eigenthümlichen Verschrumpfung des Eies den Keimhügel in einem Schrägschnitt zeigt (Osmium-Präparat): das Ektoderm der Blasenwand setzt sich in die Masse der Keimhügelzellen ohne weiteres fort und verschwindet in denselben; die Zellengränzen sind wenig deutlich ausgesprochen; die Kerne besitzen verschiedene Durchmesser und enthalten einen oder zwei Kernkörper. Gegen die Blase hin gränzt sich der Hügel durch eine Schicht äusserst platter Zellen mit platten Kernen ab, so dass die letzteren den von der Kante gesehenen Zellen ein spindelförmiges Aussehen verleihen. Im Umfange des

Hügels vereinigen sie sich mit dem Ektoderm der Blasenwand. Da sie weit platter sind, als die des einschichtigen Ektoderm, so erscheint die Blasenwand nicht als eine Fortsetzung des Entoderms (Figur 12).

Was man bisher die Stelle des Dotterzellenrestes genannt hat, stellt sich hiernach beim Hund heraus nicht als ein dünnes einschichtiges Ektoderm, sondern als ein dickes Ektoderm mit dunkel erscheinenden kugeligen Zellen und als ein dies bekleidendes äusserst dünnes Entoderm; der noch eben mit blossem Auge sichtbare weisse Fleck der Keimblase ist in diesem Fall durch das mehrschichtige Ektoderm bedingt.

Dass so die Sache sich wirklich verhält, ergeben die Durchschnitte durch etwas weiter entwickelte Keimblasen; es bleibt nämlich fortan das Entoderm immer weit dünner als das Ektoderm; es bleibt immer einschichtig, während das Ektoderm zwar auch dünner wird, aber doch nie die Dünnheit des Entoderm erreicht.

Wenn man nun fragt, wozu die Zellen des ursprünglich mehrschichtigen Dotterzellenrestes verwendet worden sind, so bleibt wohl kaum eine andere Annahme übrig, als dass sie nur zu einem geringen Theile in das definitive Entoderm übergegangen sind, zum anderen grössern Theil aber sich mit dem primitiven dünnen Ektoderm zum dickern definitiven vereinigt haben. Es ergibt sich also, dass, wo früher das einschichtige Ektoderm war, jetzt sich ein mehrschichtiges befindet. Die einfache Lage des Entoderm kann nicht bei ihrer geringen Ausdehnung die gesammten Zellen des Dotterrestes enthalten.

Für das Ei des Kaninchen vermag ich nur wenig dem bisher Bekannten hinzuzufügen; es ist bei der Dünnheit seines Fruchthofes für Durehschnitte kein günstiges Object. Hensen bespricht in seiner Arbeit (Archiv für Anatomie Band I. S. 355) die Beobachtungen Weil's an Kanincheneiern von 5 Tagen, die nur aus einereinschichtigen Blase bestehen und nirgends eine Verdickung besitzen sollen. Weil hat darin recht, dass an frischen Eiern bei Anwendung schwacher Vergrösserung ein Dotterrest nicht auffällt; die von ihm angewandte verdünnte Müller'sche Flüssigkeit eignet sich nicht wohl zur Aufsuchung eines solchen. Hensen fand an frischen Eiern keinen Dotterrest, aber an einer Stelle eine

etwas bräunliche Färbung; er lässt es zweifelhaft, ob eine Keimscheibe vorkommt. Es wurden von mir 6 Eier von demselben Alter untersucht. An den meisten zeigt sich im frischen Zustande der bräunliche Fleck. In gewöhnlicher Müller'scher Flüssigkeit erwies sich derselbe als die Mitte der Keimscheibe; die Eier maassen 1,5 bis 2 mm. im Durchmesser und färbten sich leicht in Karmin bis auf den bräunlichen Fleck. An dem grössten ist der Durchmesser der Keimscheibe drei Mal so gross, als die des bräunlichen Fleckes. Das Ektoderm erscheint aus dicht zusammengedrängten Zellen gebildet, deren Kerne von geringer Menge feinkörnigen Protoplasmas umgeben sind; Zellengrenzen sind nicht sichtbar. An den Rändern eines von der Keimscheibe losgerissenen Stückes ragt das Entoderm frei über das Ektoderm hervor und seine platten Zellen grenzen sich klar gegen einander ab. An einem Durchschnitt tritt Rauber's Deckschicht hervor.

Götte beschreibt an solchen und etwas grössern Eiern ebenfalls einen dunkeln Fleck und im Umfang desselben einen hellen Hof; er lässt aber den letztern nur vom vegetativen Blatt gebildet sein. Von dem kreisförmigen Rande dieser zarten Schicht soll alsdann ein Ring gegen das Innere der Keimblase vorwachsen und sich bald zu einer continuirlichen Haut schliessen. Ich habe, wie Hensen, Fälle beobachtet, an denen sich am Rand der Keimscheibe das äussere Blatt vom innern in erheblicher Breite losgelöst hatte, aber niemals das Entoderm unterbrochen gefunden. Es ist vielmehr auch bei den Eiern von 3 mm. Durchmesser ebenso in seiner ganzen Ausdehnung in den von mir beobachteten Fällen vorhanden. Auch Kölliker fand keine Andeutung eines solchen Vorganges, wie Götte ihn annimmt.

An Durchschnitten von sechs Tage alten Eiern sehe ich ebenso das Ektoderm im wesentlichen aus einer einfachen Lage von Kernen zusammengesetzt, die nur durch eine geringe Menge Protoplasma's umgrenzt sind, also dicht bei einander stehen; gegen das Prochorion hin stösst diess Lager wieder an eine äusserst dünne Protoplasmahaut an, die nur hie und da einen platten Kern besitzt; Zellgrenzen vermag ich nicht zu erkennen. Es ist das also Rauber's zweite Ektodermschicht. Das Entoderm bildet eine einfache Lage platter abgegrenzter Zellen mit vorspringenden Kernen. Durch den dickern

Theil des Ektoderm wird dem Fruchthof sein stärkeres Lichtbrechungsvermögen verliehen. Das nächste Stadium der Keimscheibe ist von Hensen abgebildet und besitzt ein einfaches aus Cylinderzellen bestehendes Ektoderm. Es hat sich das im Keimfleck vorhandene Zellmaterial allmählich verbreitert und ausgedehnt; offenbar handelt es sich neben der Vermehrung der Zellen zugleich um Verschiebungen derselben, wie sie von Vogt, Götte und His beobachtet sind.

Die Vergleichung des Dotterrestes bei den bisher untersuchten Säugethieren ergiebt Folgendes: Bei dem Maulwurf ist der Dotterrest am stärksten und das definitive Ektoderm am dicksten; bei dem Hund kommt es nicht zur Bildung von so getrennten Schichten, wie im Keimhügel des Maulwurfs, aber es liegen doch bis vier Zellen übereinander. Bei dem Kaninchen ist zwar der ursprüngliche Dotterrest auch stark und mehrschichtig, aber er breitet sich viel schneller aus.

Da man die oben beschriebenen Thatsachen nicht kannte, so lag es nahe anzunehmen, dass der Dotterrest sich allmälich unter dem einschichtigen Ektoderm ausbreite und nur das Entoderm erzeuge. Wenn nun auch Rauber ein zweischichtiges Ektoderm zeitweilig beim Kaninchen fand, so wurde doch nicht der Gedanke angeregt, dass der Dotterrest sich bei der Bildung des Ektoderm betheilige. Es ist ja denkbar, dass die einfache Lage der Ektodermzellen sich verdoppelt und könnte man auch eben so gut annehmen, dass sie sich im Keimhügel vervierfacht; es wäre dann aber die weitere Annahme nothwendig, dass der Dotterzellenrest untergeht, wenigstens zum grössten Theile, so dass nur die einfache Schicht des Entoderm übrig bliebe: dafür bietet sich jedoch nicht der geringste thatsächliche Anhalt. Ich habe dargethan, dass, wo bisher ein mehrschichtiges Entoderm angenommen wurde, vielmehr ein mehrschichtiges Ektoderm und ein einschichtiges Entoderm existirt. Es ist damit zugleich gegeben, dass, was man bisher in den späteren Zuständen des Keimhügels als Dotterrest ansah, nicht das Entoderm sein kann, sondern wesentlich dem Ektoderm angehört; denn das eigentliche, an Querschnitten sichtbare, dünne Entoderm kannte man in diesem Entwicklungsstadium überhaupt nicht. Rauber's oberflächliche feine Lage des Ektoderm ist der nicht aus dem Dotterrest abstammende Theil desselben, welcher später als besondere

Schicht verschwindet. Drei Stadien lassen sich also in der Entwicklung der Keimblase unterscheiden:

1) es liegt in der bekannten Weise der Dotterzellenrest am primitiven Ektoderm;

2) an der Höhlenfläche des wachsenden Dotterzellenrestes, dessen Dotterkörner allmählich abnehmen, tritt das dünne definitive Entoderm auf; das primitive Ektoderm, Rauber's Deckschicht, bleibt bei verschiedenen Thieren nicht gleich lange Zeit erhalten;

3) die Keimscheibe ist zweiblättrig, ihr Ektoderm ist bei Kaninchen einschichtig, bei Hunden und Maulwürfen dicker.

Der Dotterzellenrest liefert den Hauptbestandtheil des Ektoderm der Keimscheibe und das ganze Entoderm derselben und der Blasenwand; er umwächst die Nahrungshöhle. Dieser Vorgang lässt sich mit dem beim Vogel, bei Reptilien und vielen Fischen vergleichen, nur dass bei diesen ein Nahrungsdotter umwachsen wird und ein primitives Ektoderm fehlt. Wo schliesslich das definitive Entoderm die Umwachsung beendet, befindet sich der Blastoporus in ähnlichem Sinne, wie ihn Rauber und Kölliker für das Hühnerei annehmen.

Es würde nunmehr darzulegen sein, wie sich die mitgetheilten Beobachtungen zu der Annahme stellen, dass schon im Beginn der Furchung Ektoderm- und Entodermzellen sich unterscheiden und dass im weitern Verlauf die Gastrula Haeckel's entsteht.

Die Furchung und die Gastrula.

Ueber den Verlauf der Furchung beim Säugethierei sind neuerdings sorgfältige Untersuchungen von E. van Beneden veröffentlicht. Dieser Forscher fand schon die beiden ersten Furchungskugeln des Kaninchens verschieden gross und auch in ihrem Verhalten gegen Reagentien verschieden; die kleinere Kugel

ist weniger durchscheinend und färbt sich leichter in Picrocarmin und Osmiumsäure. Von der kleinern sollen alle Entodermzellen und von der grössern alle Ektodermzellen abstammen. Die Ektodermzellen theilen sich rascher als die Entodermzellen. Die letzteren nehmen im Laufe der Entwicklung das Innere der Kugel ein mit Ausnahme einer Stelle, wo sie in geringer Zahl oberflächlich bleiben, alsbald werden, nach van Beneden's Ansicht, sie auch hier rings von den Ektodermzellen überwachsen. Es würde diese Stelle dem Blastoporus entsprechen und das Kaninchenei somit ähnliche Verhältnisse zeigen, wie sie Kowalevsky am Ei von Amphioxus gefunden hat und wie sie von Metschnikoff bei Larven von Schwämmen, von Selenka und Greeff bei Echinodermen und von andern Forschern bei andern wirbellosen Thieren beobachtet sind. Nunmehr sammelt sich Flüssigkeit an zwischen der äussern Lage der Zellen und den innern, nur dass diese letztern ganz allein in der Gegend des Blastoporus erhalten und mit dem Ektoderm in Berührung bleiben. Damit ist die Blase mit dem Keimhügel angelegt (Gastrodiscus; van Beneden).

Kölliker bestätigt in seinem Lehrbuch die verschiedene Grösse der Furchungszellen; er fand am Kaninchenei ebenfalls die beiden ersten Furchungskugeln verschieden gross und zwar betrug der Längsdurchmesser der einen 129 mm., der Dickendurchmesser 29 mm., der Längsdurchmesser der anderen 98, die Dicke 83. In einem zweiten Falle entsprechend der Angabe van Beneden's 116 zu 72 und 106 zu 64. Bei 4 Kugeln sah er die zusammengehörenden durchaus nicht immer gleich gross und auch die einer Gruppe nicht immer grösser oder kleiner als die der anderen. Bei 8, 12 und 16 Kugeln fand er dieselben verschieden gross, aber ohne die gesetzmässige Vertheilung, wie sie van Beneden verlangt. Bei weiter fortschreitender Furchung bleiben die inneren Kugeln verhältnissmässig immer grösser.

Kölliker's Beobachtungen zeigen, dass die von van Beneden beschriebene Anordnung der Zellen nicht eine constante ist. Hensen hat ebenfalls die gefurchten Eier der Kaninchen mit Bezug auf die Frage durchforscht, ob vielleicht Andeutungen eines Einstülpungsprocesses vorkommen, aber Nichts davon wahrgenommen. Beim Ei vom Meerschwein erkannte Hensen, wie

auch schon aus Bischoff's Abbildungen hervorgeht, dass die Furchungskugeln in den spätern Stadien eine verschiedene Grösse haben; aber von einem Nachweis, dass während der Furchung sich Ektoderm- und Entodermzellen unterscheiden lassen, kann nach Hensen's Ansicht keine Rede sein. Ich bin bei meinen Messungen des Kanincheneies im Wesentlichen zu denselben Resultaten gelangt, wie van Beneden und Kölliker; ich fand in einer Anzahl von Fällen auch die Anordnung der Zellen so wie van Beneden, in andern aber auch so wie Kölliker. Die Anwendung der Reagentien führten mich nicht so weit, wie van Beneden gekommen ist; in einigen Fällen fand ich die Einwirkung des Pikrokarmin und der Osmiumsäure wie van Beneden, in anderen Fällen wage ich keine Entscheidung zu treffen; ich konnte keinen constanten Unterschied in der Färbung zwischen den grossen und kleinen Kugeln wahrnehmen. Ich will aber keineswegs das verschiedene Verhalten gänzlich läugnen, da ich bei der völlig entwickelten Keimscheibe in wiederholten Fällen die kleinen Kerne des Entoderm sich auffällig stärker durch Pikrokarmin röthen sah, als die des Ektoderm. Die Resultate meiner Messungen von gefurchten Kanincheneiern theile ich hier nicht mit; ich will nur hervorheben, dass sie für die spätern Stadien äusserst unsicher sind; in den Eiern, deren Furchungszellen ich nicht mehr zu zählen im Stande bin, hat man es oft mit unregelmässigen polyedrischen Körpern zu thun, die sich nicht einmal isoliren lassen (Fig. 13. 14). Ihre Abgränzung gegen einander wird im Wesentlichen nur durch feine Körnchen sichtbar, welche sich an der Oberfläche angesammelt haben. Immerhin aber lässt sich feststellen, dass die Zellen, welche an das Prochorion anstossen, verschiedene Grösse besitzen, wie auch die im Innern liegenden. Es kommt auch der von van Beneden beobachtete Fall vor, dass zwei oder drei grössere Zellen beisammen liegen und rings von den sonst kleinen der Oberfläche umgeben sind (van Beneden's Blastoporus). Dieser Forscher nimmt an, dass später die kleinern Zellen des Ektoderm über die grossen, welche er für Entodermzellen hält, herüberwachsen. Das ist aber doch nur eine Annahme; es könnte weiterhin auch eine Theilung der grössern Zellen eintreten. Ich weiss nicht, wie man den Vorgang zur Beobachtung bringen könnte. Es würde auch damit nichts

Wesentliches gefördert sein, wenn die grossen Zellen der Peripherie sich im Zusammenhang mit den Zellen im Innern darstellen liessen, so dass ein flaschenartiges Gebilde entstünde. Denn ursprünglich hängen sie ja alle unter einander zusammen, und da können sie sich auch in dieser Weise von einander lösen.

Dazu kommt nun noch, dass an manchen Eiern sich mehrere solcher Stellen vorfinden. Ueberdiess hängt die Annahme eines derartigen Gastrula nebst Blastoporus von der Richtigkeit der Voraussetzung ab, dass der Dotterzellenrest das definitive Entoderm ist. Die oben mitgetheilten Thatsachen bieten aber für eine solche Voraussetzung keine Stütze.

Nicht günstiger für die Begründung der Ansicht van Beneden's stehen meine an Maulwurfseiern angestellten Beobachtungen. Bei Eiern mit vier Furchungskugeln fand ich in den drei von mir untersuchten Fällen keinen durchgreifenden Unterschied in der Grösse.

Die acht Furchungszellen waren in einigen Fällen ellipsoidisch oder nahezu kugelig; in anderen mehr kegelförmig, so dass die Spitze des Kegels gegen das Centrum des Eies gerichtet war (Fig. 16); die Höhe der Kegel liess sich durch Rollen der Eier annähernd feststellen und bot keine durchgreifenden Unterschiede dar; bei zwölf Furchungszellen zeigten sich erhebliche Unterschiede in der Grösse, aber keine Regelmässigkeit in der Lagerung (Fig. 17).

Figur 18 stellt ein Ei mit einigen zwanzig Zellen dar, die in ihrer Grösse sich sehr unterscheiden und keine Regelmässigkeit in der Anordnung erkennen lassen; offenbar ist die Furchung hier ungleichmässig fortgeschritten, wie Hensen dies auch von Meerschweineiern beschreibt.

Von den späteren Stadien habe ich nur selten ein Ei mit abgegränzten Furchungskugeln wahrgenommen, der Inhalt des ganzen Eies erschien vielmehr gewöhnlich wie eine homogene feinkörnige Substanz mit nicht zu zählenden Kernen. Ich bestätige damit die Existenz solcher Eier, wie sie Bischoff für das Kaninchen in Figur 29, 33 und 34 in seiner Entwicklungsgeschichte dargestellt hat. Die Kerne vermochte ich nur im ausgedrückten Inhalt zu erkennen, es sei denn, dass ich Pikrokarmin einwirken liess, welches schnell die Kerne auch im unversehrten Eie auffallend röthete, während die körnige Substanz

z[illegible] ungefärbt [illegible] nach längerer Einwirkung die Färbung annahm. D[illegible] gilt auch für die mit getrennten Furchungskugeln versehenen Eier. Bei den letzteren vermochte ich bisher nicht eine schnellere Färbung der grösseren und kleineren Kerne mit einiger Regelmässigkeit wahrzunehmen. Auffallend war es, dass [illegible] homogener Substanz gefüllten Eier zu einigen Malen vier, zu anderen acht Kerne besassen. Weiterhin fand ich Eier, in welchen [illegible] in der homogenen Substanz eine unversehrte Furchungskugel lag, [illegible] zu den mit vier Kugeln versehenen Eiern gehörte. [illegible] Eier mit vier und acht Furchungskugeln, welche eben dem [illegible] Mutter[illegible] homogenen Zustand übergingen. Da [illegible] mehr Kerne enthaltenden Eier [illegible] Auffassung [illegible] in derselben Weise auffassen lassen. [illegible] nur die Frage, ob es sich um eine Lebens- oder eine Zerfalls-Erscheinung handelt. Eine Antwort giebt die Beobachtung Bischoff's, dass ein Ei des Kaninchens aus dem homogenen Zustande wieder in den mit zahlreichen rundlichen Furchungskugeln überging (Tafel 4, Figur 2[illegible] und 30). Hensen bestätigte die Beobachtung Bischoff's für das Ei des Meerschweinchens: er sah die Zellengränzen nach der Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit hervortreten. Es ist damit nicht ausgeschlossen, dass auch beim wirklichen Zerfall der Furchungskugeln eine homogene Substanz mit Kernen erscheint.

Es ist bei einigen Beobachtern der Gedanke angeregt, dass eine verwandte Erscheinung bei den Eiern der Insecten vorkommen könne. Bei diesen findet man nämlich in den Anfängen der Furchung zwei, drei oder mehrere Kerne von Spuren von Protoplasma umgeben und in verschiedenen Entfernungen von einander mitten im Dotter, ohne dass dieser eine Spur von Segmentation wahrnehmen lässt; vergleiche Bobretzky in der Zeitschrift für Zoologie Band XXXI, Seite 195. Es wäre nämlich möglich, dass auch bei diesen Eiern Dottersegmente sich vorfinden, ohne dass sie bisher haben nachgewiesen werden können. Wie ich vor Jahren mitgetheilt habe, sieht man auch bei lebenden Spongillen die Zellengränzen verschwinden und zeitweilig wieder hervortreten.

Van Beneden's Schilderung von dem Embryonalfleck und der ihn umgebenden zweiblättrigen Zone der Keimblase ist den Thatsachen nach ausgezeichnet. Er hat dasselbe gesehen, wie Rauber, geht aber in seiner Auffassung einen andern Weg. Was er region tridermique nennt, ist der Embryonalfleck, seine region didermique der darauf folgende dünnere zweiblättrige Theil der Keimblase, welcher in den einblättrigen ausläuft. Van Beneden's Ektoderm ist, was ich primitives Ektoderm des Embryonalfleckes genannt habe (Rauber's Deckschicht); sein mittleres Blatt, dessen Zellen er sich rasch vermehren und dadurch allein die Verdickung im Fruchthof zu Stande kommen lässt, ist der vom Dotterrest abstammende hauptsächliche Bestandtheil des definitiven Ektoderm; sein Entoderm ist mit dem von mir beschriebenen identisch. Das an der Blasenfläche des Dotterrestes früh erscheinende Entoderm eilt bei der Umwachsung dem in das Ektoderm der Keimscheibe übergehenden Theil des Dotterrestes voraus und hat die Umwachsung bei dem Uebergang der kreisförmigen Form der Keimscheibe in die ovale nahezu beendet, es ist nur noch ein kleiner Bezirk einblättrig, es würde diese Stelle dem Blastoporus entsprechen, wie ihn Rauber und Kölliker beim Hühnerei beschreiben; später erscheint hier auch das Mesoderm. Während letzteres noch in der nächsten Umgebung des Primitivstreifens verweilt, beginnen, beinahe im Aequator der Keimblase, mit blossem Auge sichtbare weissliche Flecke aufzutreten; es kommen diese durch locale Wucherungen der Ektodermzellen zu Stande, wie Kölliker gefunden hat; sie breiten sich immer mehr aus, treten in Berührung mit dem vom Embryonalfleck aus sich ebenso verändernden Theil des primitiven Ektoderm und der Process setzt sich schliesslich bis zum untern Pol der Keimblase fort. Das ist die Veränderung, welche in dem primitiven Ektoderm ausserhalb des Embryonalfleckes auftritt. Es ist wohl anzunehmen, dass eine ähnliche auch im Embryonalfleck selbst vorkommt, nur in einer früheren Zeit. Darauf deutet schon ein Durchschnitt durch den Embryonalfleck des Maulwurfs hin, wie er Figur 5 abgebildet ist: die Zellen des primitiven Ektoderm gehen so in den Embryonalfleck über, dass man sie hier schon nicht mehr als besondres Lager wahrnimmt, wie in den folgenden Schnitten. Vom Kaninchen liegen mir ähnliche Präparate nicht

vor; die Zellen der Deckschicht müssten sich schliesslich den andern einreihen, wenn es ebenso wäre, weil das definitive Ektoderm nur einschichtig ist.

Van Beneden's drei Regionen der Keimblase des Kaninchen vor dem Auftreten des Primitivstreifens haben in der That ihre reale Grundlage. Im ersten Stadium, dem des Keimhügels oder Keimfleckes, kommen sie noch nicht in Betracht, weil hier nur Blasenwand mit Dotterrest existirt und kein Entoderm da ist. Sobald diess aber erscheint als besondere Lage am Dotterrest, ist diese Gegend dreiblättrig, nur sind es nicht die drei eigentlichen Keimblätter, sondern es fehlt das Mesoderm, aber das Ektoderm besteht aus zwei Lagen: aus der primitiven Blasenwand und dem aus dem Dotterreste hervorgehenden einschichtigem Antheil; es ist damit die Anlage des Embryokörpers oder der Keimscheibe gegeben und an diese schliesst sich die vorläufig noch wenig ausgedehnte zweischichtige Region, welche ausserhalb der Keimscheibe weiter gegen den untern Pol des Eies sich ausdehnt, der noch lange einblättrig bleibt. Aus der Region tridermique wird später eine Region didermique: insofern das primitive Ektoderm mit einem wesentlichen Theil des Dotterrestes zusammen das einschichtige Ektoderm bildet: ein Vorgang, der nur im Gebiet der Keimscheibe, der Anlage des Embryokörpers, vorkommt. Die Dotterkörner verschwinden dabei allmählich, am frühesten in dem Entoderm.

Das Mesoderm entsteht aus dem Ektoderm und Entoderm.

Es ist oben beschrieben, wie das Ektoderm der Keimscheibe des Maulwurfs und des Hundes dicker ist, als das des Kaninchens; es ist nunmehr zu untersuchen, ob sich das Mesoderm in derselben Weise bildet, wie bei den Keimscheiben mit einschichtigem Ektoderm.

Das mittlere Blatt nimmt nach der Ansicht einiger Beobachter seinen Ursprung aus dem oberen (Kölliker), nach der Ansicht anderer aus dem unteren Blatt, nach wieder anderen aus beiden Blättern. Die Verschiedenheit der Ansichten erklärt sich zum Theile wenigstens daraus, dass den verschiedenen Beobachtern nicht dieselben Präparate vorlagen; denn die Kriterien, nach

welchen das Urtheil abgegeben wurde, sind bei allen wesentlich dieselben. Fand man das auftretende mittlere Blatt nur in Gestalt einer Verdickung des äusseren und gegen das untere deutlich abgegrenzt, so nahm man an, dass das mittlere vom äusseren abstammt. Solche Präparate bildet Kölliker ab. Fand man dagegen, dass das äussere getrennt war von dem mittleren und dass dieses als eine Verdickung des inneren erschien, so leitete man es hier von diesem ab. So geschieht es in der Arbeit von Disse. Bemerkte man, dass es sowohl mit dem äusseren, wie auch mit dem inneren ohne Abgrenzung zusammenhing, so leitete man es von beiden her (Hensen. Lieberkühn. Gasser). Die ausführlichste Arbeit und das reichste Material für das Auftreten des Mesoderm enthält für die Vogelembryonen die Schrift von Gasser. Aus seinen Abbildungen lässt sich schon ohne Weiteres entnehmen, dass Disse (Archiv für mikroskopische Anatomie. 1879) am Embryo vorn und hinten verwechselt hat. Sein Querschnitt gehört nämlich dem Kopffortsatz an (vergleiche Gasser Tafel X. Fig. 2 und 3). Im Uebrigen zeichnet sich die Arbeit Disse's durch grosse Genauigkeit aus, die Beschreibung des Keimwulstes und seiner Veränderungen stimmt mit der unabhängig von Gasser veröffentlichten in allen wesentlichen Punkten überein. Von dem Kopffortsatz nimmt Kölliker an, dass er durch Auswachsen des bereits vorhandenen Mesoderm nach vorn entstehe, wie auch nach der Annahme desselben Beobachters das mittlere Blatt nach den Seiten der Achse nur durch Vorwachsen zwischen äusseres und inneres zu Stande komme. Diese Annahme wird dadurch begründet, dass das Mesoderm peripherisch weder mit dem äusseren, noch mit dem inneren verwachsen sei. Kölliker lässt das erwähnte Kriterium, nämlich die Verwachsung der Blätter, für den Kopffortsatz fallen, Disse hält aber auch für den Kopffortsatz daran fest.

Kölliker bildet im Lehrbuch Seite 236 einen Durchschnitt vom Primitivstreifen von einem Kaninchenei von sieben Tagen ab. Derselbe zeigt ein verdicktes Ektoderm und ein einschichtiges sich scharf absetzendes Entoderm; die Abbildung ist vollkommen naturgetreu, wie ich nach meinen Präparaten behaupten kann. Wenn nur solche Präparate vorlägen, so könnte man mit Kölliker wohl eine Betheiligung des Entoderm an dieser Wucherung läugnen.

Denn um so viel das Ektoderm hier verdickt ist und dadurch zum Mesoderm Beitrag liefert: soviel könnte es wohl von sich selbst aus erzeugt haben. Aber dieser Zustand des Primitivstreifens ist nicht der allgemeine. Hensen will die Mitwirkung des inneren Blattes nicht in Abrede stellen. Er fand nämlich, dass bei ganz jungen Keimscheiben sowohl das äussere wie das innere Keimblatt mit dem entstehenden mittleren verwachsen sind. Er folgert daraus, dass beide Blätter an der Bildung des mittleren sich betheiligen. Das Mesoderm rückt von seiner Entwicklungsstelle aus nach allen Seiten vor. In wie weit dabei peripherisch noch sich das äussere und innere Blatt durch Erzeugung von Zellen betheiligen, ist auch verschieden beantwortet worden. Wenn man die Verwachsung der drei Blätter, den gänzlichen Mangel einer Abgränzung zwischen ihnen, als maassgebend für die Entstehung des mittleren aus den beiden anderen gelten lässt, so ist auch für diejenigen Säugethiere, deren definitives Ektoderm von vorne herein nicht einschichtig ist, wie für den Hund und den Maulwurf, die Entscheidung dahin zu treffen, dass das mittlere Blatt sowol aus dem äusseren als aus dem inneren hervorgeht. Ich habe sowol an den Eiern des Hundes als an solchen von Maulwürfen Untersuchungen angestellt. Ein Hundeei von 16 Tagen zeigt die Keimscheibe bereits oval; der Primitivstreifen dehnt sich vom hintern Ende bis zur Mitte aus. Ein Querschnitt durch den hintern Theil ist in Figur 3 dargestellt. In der Mitte sind das mehrschichtige äussere, das mittlere und innere Blatt ohne jede Abgränzung mit einander verbunden, an den Seiten hängen das mittlere und innere mit einander zusammen; sind aber vom äusseren gelöst. Wo das der Fall ist, bleiben zwei Möglichkeiten; entweder sind auch hierher noch Zellen vom äusseren gerückt und haben sich mit denen des inneren Blattes vereinigt oder sie stammen auch vom inneren ab. Der Gesichtspunkt, welchen Kölliker überall geltend macht, dass das innere Blatt vom mittleren sich scharf abgränzt, trifft hier wenigstens nicht zu und muss ich der Darstellung beitreten, welche Hensen für die Keimscheibe der Säugethiere und Gasser für die der Vögel gegeben haben.

Die Querschnitte vom Primitivstreifen der Maulwurfseier verhalten sich ganz ähnlich; vergleiche Figur 21; der Primitivstreif erscheint eben am hinteren

Ende der Keimscheibe und treten auch hier Gränzen zwischen den drei Keimhäuten nicht hervor. Die Zellen des obern Blattes wie auch wohl die des untern vermehren sich und liefern dadurch das Material zum Mesoderm. Sie verlieren zugleich ihr characteristisches Aussehen und ist im Primitivstreifen vielleicht eine indifferente Neubildung gegeben, aus der sich die Gebilde des Ektoderm und Mesoderm und das Entoderm nunmehr erst differenziren.

Der Ausdruck Verschmelzung oder Verwachsung der drei Blätter im Primitivstreifen ist eigentlich ungenau: denn drei getrennte Blätter waren vorher gar nicht da, sondern nur zwei. Man könnte aber auch die sogenannte Verwachsung der drei Blätter nicht für ausreichend halten, um die Entstehung des mittleren aus den beiden anderen zu beweisen; es könnte ja eine Verschmelzung der Zellen des inneren Blattes mit denen des mittleren eintreten, obwohl diese letztern vom äusseren abstammen, oder es könnten die Zellen des innern sich zeitweilig so ändern, dass sie von denen des mittlern nicht zu unterscheiden wären und sich ihnen ohne Abgränzung anfügten. Es gibt noch kein Mittel, diesen Einwurf für das Ei der Wirbelthiere zu beseitigen.

So viel mir bekannt, ist diess nur für das Ei der Echinodermen unter den Wirbellosen möglich. Selenka hat zwar beschrieben, dass bei holothuria tubulosa das mittlere Blatt aus dem inneren hervorgehe. Er sah das erstere als eine Lage contractiler Zellen an dem sich einstülpenden Theile der Blastula. Greeff entdeckte dagegen bei asteracanthion rubens (Marburger Sitzungsberichte 1879. Mai.), dass die ersten Zellen des mittleren Blattes im ganzen inneren Umfange der Blastula auftreten, bevor die Einstülpung beginnt. In der Blastula ist aber die Anlage des Ektoderm und des Entoderm enthalten; folglich betheiligen sich beide bei der Entstehung des Mesoderm.

Dass in dieser Beziehung grosse Unterschiede in dem Gebiete der wirbellosen Thiere vorkommen, lehrt schon das Verhalten der Embryonen derjenigen Schwämme, bei welchen eine Einstülpung des bewimperten Embryo nicht gefunden ist.

Ein mittleres Blatt wird von Metschnikoff bei den Embryonen von einer Halisarca beschrieben; Zellen der Keimblase, d. h. des Ektoderm, lösen

sich nämlich los und wandern in die centrale Höhle, um dort das Mesoderm zu erzeugen, von den Zellen der Keimblase bleibt nur eine dünne Schicht übrig, welche das definitive Ektoderm bildet, während das Entoderm als ein späteres Product der feinkörnigen Elemente des Mesoderm auftritt (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1879. Heft 3). Aehnliches findet sich bei den Embryonen der Flussschwämme. In den Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Spongillen (Müller's Archiv 1856. Seite 15) habe ich neben den bewimperten Embryonen kleinere unbewimperte Fortpflanzungskörper unter dem Namen Keimkörner-Conglomerate beschrieben; sie enthalten in ihrem Innern stärkeähnliche Körner in grosser Menge; diese quellen in Essigsäure auf, werden durchsichtig und zeigen dabei einzelne feinste starklichtbrechende Körnchen in der Mitte; es sind wohl Dotterkörner, die aus einem Eiweisskörper bestehen und Spuren von Fett enthalten. Es ist mir damals nicht gelungen, das Ei in seiner definitiven Grösse zu finden, da bei der Undurchsichtigkeit der Dotterkörner das Keimbläschen nicht sichtbar war. Die bewimperten Larven waren aber sehr verschieden in der Grösse bei ein und demselben Zustande der Entwicklung: die kleinsten etwa halb so gross, wie die grössten; die von Dotterkörnern vollgepropften Eier verhielten sich ebenso. Ebensowenig fand ich die Kerne bei den zerklüfteten Eiern von einer in der Ostsee bei Wismar vorkommenden Spongie, Spongia limbata Johnstons (Müller's Archiv 1857. S. 410). «Man unterscheidet an ihnen eine feine strukturlose Umsäumung und einen verschieden angeordneten Inhalt; bei einigen ist letzterer nämlich in grosse kugelige oder vieleckige Haufen angeordnet, welche bis einviertel des Durchmessers des ganzen Embryo erreichen. Bei anderen sind diese Haufen weit kleiner und in grösserer Anzahl vorhanden, bei noch andern machen ausschliesslich die kleinen Schwammzellen den geformten Inhalt aus». Die der Abhandlung beigegebene Figur 8 zeigt, dass die Furchungskugeln von demselben Ei eine ausserordentlich verschiedene Grösse besitzen. Bei den Kalkschwämmen entdeckte Haeckel die Furchung und fand die Kerne und Kernkörper in den Zellen; er giebt davon eine Abbildung auf der siebenten Tafel seines Werkes; Eilhard Schulze bestätigte diess. Die totale und äquale Furchung fand Ganin für

die Spongillen (Zoologischer Anzeiger 1878. Seite 195) und nimmt drei Keimblätter bei ihnen an. Man kann an den Embryonen deutlich unterscheiden die Wimperzellenschicht oder das Ektoderm, welches nur eine dünne Lage bildet und das Mesoderm, welches von dem Ektoderm umkleidet ist und aus contractilen Zellen besteht; in dem vorderen hellen Theile des Embryo befindet sich eine Höhle, die von einer Lage contractiler Zellen begränzt wird und an die dunkle dicke Zellenmasse des hinteren Theiles anstösst. Diess finde ich bei denjenigen Embryonen deutlich, bei welchen die Wimperzellenschicht von dem inneren Schwammkörper abgehoben ist. Die Wimperzellen sind ausserordentlich klein, brechen das Licht schwach, jede besitzt nur ein Haar; in dem Mesoderm befinden sich schon junge Kieselnadeln und die Zellen haben die Eigenschaften der reifen Spongillenzellen, nur kommen in ihnen mehr oder weniger zahlreiche grössere oder kleinere Dotterkörner vor. Die Höhle im Mesoderm sieht Ganin als Nahrungs-Höhle an. Freilich fehlen noch die Entoderm-Zellen der Wimperkörbe, wenigstens sah ich diese erst dann, wenn die Embryonen sich festgesetzt hatten. Man hat ja aber auch nicht angestanden, die Höhle der Keimblase der Säugethiere als Nahrungshöhle zu betrachten, wenn auch das definitive Entoderm noch gar nicht vorhanden ist, sondern die Höhle nur vom Reste der Furchungszellen und den Zellen des primitiven Ektoderm umgränzt ist. Es könnte fraglich scheinen, ob man nur die Wimperzellen, welche das Nahrungs-Rohr bei Spongillen nur stellenweis auskleiden, als Entoderm ansehn soll, oder ob man auch die übrigen Zellen, welche an den nicht bewimperten Stellen die innern Flächen der Röhren begränzen, zum Entoderm zu rechnen hat. Den letztern Weg schlägt Ganin ein, welcher die in dem Embryo auftretende Höhle vom Entoderm ausgekleidet sein lässt. Ich wollte oben nur der Anforderung genügen, die Anwesenheit von drei wirklich verschiedenen Lagen von Zellen zu einer gewissen Zeit der Entwicklung aufzustellen und diese sind in der That da, wenn der Embryo sich eben festgesetzt hat: es sind dann noch Reste erkennbar von dem äussern Zellenüberzug, dann die contractilen Zellen und endlich die Wimperzellen in den Höhlen.

Wenn so auch die Embryonen der Säugethiere und die der niedrigsten Metazoen in wichtigen Punkten übereinstimmen, insofern sich drei Keimblätter annehmen lassen, so bieten sich doch grosse Unterschiede dar in Beziehung auf die Entstehung derselben. So ist nach Metschnikoff's Untersuchung auch bei Halisarca das Entoderm ein Product des Mesoderm. Im Allgemeinen besitzen die aus den Keimblättern hervorgegangenen Gewebe nicht die Selbstständigkeit, wie bei den höhern Thieren. Wenn man mitten aus einem Schwamm ein Stück herausschneidet, so entwickelt sich daraus wieder ein vollständiger thierischer Körper, wie das Oscar Schmidt auch an den Kalkschwämmen nachgewiesen hat; nimmt man also die äussere Hülle als Ektoderm an, so ist diese bei der Neubildung offenbar aus Theilen des Mesoderm hervorgegangen; Entodermzellen der Wimperapparate bleiben ja in den ausgeschnittenen Stücken erhalten. Metschnikoff beobachtete den Uebergang von Geisselzellen des Entoderms in die amöboiden Elemente des Mesoderm bei Halisarca [illegible].

Wie die Wimperzellen auf der Oberfläche der Spongienembryonen verschwinden, darüber habe ich früher Folgendes beobachtet. Der in einer für die mikroskopische Beobachtung geeigneten Glasschale sich festsetzende Embryo breitet sich alsbald aus und lässt sich seine Oberfläche mit einer [illegible] betrachten. In der ersten Zeit erkennt man noch die kleinen [illegible] der Wimperzellen in grosser Zahl, bald aber findet man sie nur noch vereinzelt und zuletzt, ohne dass der Embryo gewachsen ist, nimmt man sie gar nicht mehr wahr. Sind sie vielleicht zu [illegible] verwandelt? Die Unterschiede zwischen den Producten der einzelnen Keimblätter gehen [illegible] nicht so weit, wie bei den höhern Thieren, als [illegible] dass aus Mesoderm [illegible] entwickeln kann. Es zeigt dies das Verhalten der Gemmulae. Wenn die alten Schwämme sich ganz in diese umwandeln, so geht die äussere, bei manchen Arten kleine Kieselnadeln enthaltende Hülle [illegible]. Dabei verschwinden auch die Wimperapparate und nur Zellen des Mesoderm gehen in die Gemmulae ein. Diese werden dabei grösser, körnerreicher und grenzen sich scharf gegen einander ab. Weiterhin werden dann die Zellen und die Kerne in ihnen noch grösser, so dass sie von [illegible]

dabei noch polyedrische Körper, welche fest untereinander zusammenhängen. Die von den Schaalen eingeschlossenen Zellen verlieren nunmehr ihre adhäsiven Eigenschaften, werden kugelig und vollsaftig. Die Zwischenräume zwischen den Kugeln werden von Flüssigkeit eingenommen. Die stark lichtbrechenden Körner in den Zellen besitzen ähnliche Eigenschaften wie die Dotterkörner der Spongilleneier, nur sind sie kleiner; man könnte sie nach ihrem Aussehen für Stärkekörner halten, aber dass sie diess nicht sind, lehrt schon der Zusatz von Essigsäure, in welcher sie aufquellen und einzelne kleine fettähnliche Körnchen zum Vorschein kommen lassen. Die Gemmulabildung beginnt gewöhnlich im Herbst und im Frühjahr treten die Schwämme wieder aus dem Porus der Schalen hervor. Man hat dann Gelegenheit, die Erscheinung der Kerntheilung, wie sie von Auerbach, Strassburger, Schneider, Bütschli und andern Forschern beschrieben sind, am lebenden Thiere zu beobachten.

Wie sich beim Auskriechen die Bewegungserscheinungen der Zellen wieder einstellen, wie allmälich die Körner sich verkleinern und abnehmen an Zahl, wie Vacuolen mit Zellflüssigkeit in dem Protoplasma sich bilden; dieses habe ich in meinen Arbeiten in Müller's Archiv dargestellt und einzelnes hinzugefügt in dem Aufsatz über Bewegungs-Erscheinungen der Zellen (Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Marburg 1872).

Alle die Zellen der Gemmulae lassen bei unseren bisherigen Hülfsmitteln keine Unterschiede unter einander wahrnehmen. Nur so viel stellt sich heraus, dass eine Anzahl von ihnen zum Entoderm gehörige Wimperzellen zu erzeugen vermag; man findet nämlich, wenn sie aus der Schale auskriechen, solche vor, die im Inneren eine Anzahl rundlicher Körper von der Grösse der Zellen der Wimperkörbe enthalten. Es ergibt sich hieraus, dass die aus dem Mesoderm hervorgegangenen Zellen Entoderm-Zellen erzeugen und wenn ein besonderes Ektoderm bei den entwickelten Spongillen vorkommt, diess ebenfalls aus dem Mesoderm hervorgehen muss.

Ein Mesoderm beschreibt Metschnikoff auch bei denjenigen Spongienlarven, bei welchen ein Gastrulastadium Haeckel's vorkommt. Es stülpt sich nämlich bei Sycandra der geisseltragende Theil der Amphiblastula ein, während

die geissellose Schicht weiterhin zwei Abtheilungen erkennen lässt, von denen die äussere aus einer dünnen Epithellage zusammengesetzt erschien, während die innere aus kleinen Zellen bestehend fast ganz den Hohlraum der Larve ausfüllte; diese kleinen Zellen gehören dem Mesoderm an, dessen Zellen die Kalknadeln in ihrem Protoplasma erzeugen.

Man könnte also zwei primäre Keimblätter annehmen, von denen das eine zum Entoderm wird: der geisseltragende Theil, während das andere die Anlage des Ektoderm und Mesoderm enthielte. Anfangs sind Ektoderm- und Mesodermzellen darin nicht zu unterscheiden: es bliebe daher die Möglichkeit, dass die Mesodermzellen erst aus den Ektodermzellen hervorgehen. Diese Möglichkeit besteht dann aber auch für diejenigen Schwämme, bei welchen eine Einstülpung der Larven nicht vorkommt. Nur dass bei diesen aus dem indifferenten Zellmaterial in der Höhle der Larve nicht Ektoderm und Mesoderm, sondern Entoderm und Mesoderm entstehen (Barrois, Metschnikoff) und zwar in der Weise, dass aus den Entodermzellen erst die Mesodermzellen hervorgehen. Dann wäre wenigstens in sofern eine einheitliche Darstellung gegeben, als die Mesodermzellen, wie bei andern Thieren, von Ektoderm- (bei den Insecten nach den Untersuchungen von Bobretzky) oder Entodermzellen oder von beiden zugleich abstammen.

Das Auftreten indifferenter Zellen noch in diesem Entwicklungsstadium würde mit den bei den Säugethieren beobachteten Erscheinungen im Einklange sein.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Jüngste Form der Keimblase vom Maulwurf, etwas eingeschrumpft durch Müller'sche Flüssigkeit. Die verdickte Stelle, der Embryonalfleck, zeigt die Zellen zum Theil nicht scharf gegen einander abgegrenzt. Hartnack Ocular III. Objectiv 5.

Fig. 2. Zellen einer solchen durch Druck aus dem Prochorion entleert. Die Vertheilung der Körnchen im Protoplasma ist die gleiche bei allen Zellen. Eine Lage verfilzter Saamenfäden umlagert den Inhalt der Eihaut. Hartnack Oc. III. Obj. 7.

Fig. 3. Querschnitt durch den Primitivstreif des Maulwurfs; in demselben sind Zellen des Ektoderm und Entoderm nicht zu unterscheiden, wohl aber neben ihm; die des Ektoderm bilden keine einfache Schicht, wie zu der entsprechenden Zeit beim Kaninchen, sondern liegen unregelmässig über einander, zuweilen eine gerade über der andern, wohl auch einmal drei, meist sind sie aber gegeneinander verschoben. Im zweiblättrigen Theil der Keimblase ausserhalb der Keimscheibe bilden die Zellen des Ektoderm nur eine einfache ausserst dünne Schicht, wie das Kölliker und Hensen für das Ei des Kaninchen an Durchschnitten dargelegt haben. Oc. III. Obj. 5.

Fig. 4. Querschnitt von der zweiblättrigen Keimscheibe eines Hundeeies von angeblich zehn Tagen. Im Ektoderm der Keimscheibe liegen bis zu drei Zellen über einander; an dem Rand verdünnt dasselbe sich so, dass man an dem Querschnitte die beiden Häute nicht von einander unterscheiden kann. Das Entoderm hat den Aequator der Keimblase bereits überschritten. Oc. III. Obj. 5.

Fig. 5. Durchschnitt durch den Rand des Embryonalfleckes (tache embryonaire. Coste) eines Maulwurfseies. Das primitive Ektoderm setzt sich als besondere Schicht in der Embryozone, der künftigen Keimscheibe, an dieser Stelle nicht ab. Peripherisch verläuft es mit dem aus der untern Lage des Dotterrestes sich fortsetzenden Entoderm zusammen über einen grossen Theil der Keimblase hin, um weiterhin allein die Blasenwand zu bilden. Wenn man nur die Embryozone vor sich hätte, so würde man an diesem Durchschnitt das Entoderm nicht als besondere Schicht erkennen; nur durch die Fortsetzung in die zweiblättrige dünne Region der Blasenwand wird diess ermöglicht. Die Entodermzellen sind nicht so abgeplattet, wie man diess an dem nach Balfour's Methode behandelten Präparat in Fig. 9 wahrnimmt. Das Prochorion hat sich etwas von dem Keimfleck abgehoben. III. 5.

Fig. 6. Der nächstfolgende Durchschnitt durch denselben Keimhügel. Die Zellen des Entoderm heben sich als besondere Schicht in der Embryozone, wie auch im Umfange derselben ab. Die Höhle des Keimhügels ist von scharf begrenzten Zellen umgeben.

Fig. 7. An diesem Schnitt, dem nächsten aus der Serie von demselben Keimhügel, setzt sich das primitive Ektoderm klar gegen die Zellen aus dem Dotterrest ab, ebenso auch das vom Dotterrest abgeschiedene Entoderm.

Fig. 8. An dem n in folgenden liegen in der obern Wand der Höhle nicht bloss Zellen des primitiven Ektoderm, sondern auch solche vom Dotterrest.

Fig. 9. An diesem mit Pikrinsäure behandeltem Präparat setzt sich die die Höhle von unten begrenzende Schicht peripherisch ununterbrochen in das primitive

Ektoderm fort. Es ist möglicher Weise die Müller'sche Flüssigkeit die Ursache, dass es in dem Durchschnitt 7 anders ist. Die Keimblasen stammten aus ein und demselben Uterus. Es haben auch die Entodermzellen sowohl in der Embryonalzone wie ausserhalb derselben in dem zweischichtigen Theil der Keimblase sich mehr abgeplattet; die Kerne bilden die spindelförmigen Vorsprünge. Das Entoderm hat den Aequator der Keimblase bereits überschritten.

Fig. 10. 11. Durchschnitte durch den Embryonalfleck eines angeblich zehn Tage alten Hundeeies. Die Eier waren etwas kleiner, als die, welche zu der Serie von Schnitten, wie Fig. 4, dienten. Die Umwachsung durch das innere Blatt war noch nicht bis zum Aequator vorgerückt. In der Embryozone lässt sich das primitive Ektoderm nicht mehr als isolirte Schicht wahrnehmen. Es ist also das definitive mehrschichtige aus unregelmässig gelagerten Zellen bestehende Ektoderm nebst einschichtigem Entoderm bereits gebildet; die zwei Blätter der übrigen Blasenwand sind bei ihrer Dünnheit an Durchschnitten nicht zu erkennen, wenigstens nicht an meinen Präparaten. Von der Fläche aus unterscheidet man den einblättrigen und zweiblättrigen Theil der Keimblase schon durch die Häufigkeit der Kerne.

Fig. 12. Schrägschnitt durch eben solchen Keimhügel (Osmiumpräparat). Die äusserst feine Entodermlage finde ich nur in der Embryozone; einen zweiblättrigen Theil der übrigen Blasenwand habe ich nicht wahrgenommen und doch müsste man ihn nach dem Verhalten anderer Keimblasen fast erwarten. An einem nachträglich untersuchten Exemplar aus demselben Uterus überragt das Entoderm die Embryozone bedeutend.

Fig. 13. Gefurchtes Ei von einem Lapin. 3 Tage nach der Begattung. Oc. III. Obj. 5.

Fig. 14. Furchungszellen von demselben bei stärkerer Vergrösserung. (Eine concentrische Streifung des Prochorion beobachtete Pflüger an Eierstockseiern).

Fig. 15. Maulwurfsei mit vier Furchungskugeln. Oc. III. Obj. 5.

Fig. 16. Ein solches mit acht Zellen.

Fig. 17. Ebensolches mit zwölf Zellen.

Fig. 18. Ein solches mit einigen zwanzig Zellen von ungleicher Grösse und unregelmässiger Lagerung.

Fig. 19. Homogener Inhalt eines gefurchten Eies.

Fig. 20. Keimblase mit Keimhügel vom Maulwurf. Die Spermatozoiden finden sich äusserst zahlreich im Umfang der ganzen Blase; bereits Meissner fand solche beim Kaninchen. Innerhalb des Dotters sah ich sie in derselben Weise, wie sie von Weil und Hensen beobachtet sind. Der Keimhügel links ist zu blass gehalten.

Fig. 21. Keimscheibe mit Primitivstreifen am hintern Theil bis etwa zur Mitte, bei 18facher Vergrösserung; vom Maulwurf. Der Primitivstreifen verhält sich in seinem ersten Auftreten genau so, wie es Kölliker vom Kaninchen angiebt (Entwicklungsgeschichte S. 233).

Fig. 22. Keimhügel, dessen Dotterzellen amöbenartige Fortsätze an dem primitiven Ehtoderm entlang vorgestreckt haben. An der Höhlenfläche des Dotterrestes ist noch kein Entoderm abgegrenzt. Oc. III. Obj. 5.

Fig. 23. d. a. b. c. Durchschnitte durch den Primitivstreifen der Keimblase eines Hundes. Die Buchstaben deuten die Folge der Schnitte von hinten nach vorn an.



